REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 73, n° 42. — Décembre 1966

Le polymorphisme chromosomique des *Mus* africains du sous-genre *Leggada*. Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus.

par

Robert MATTHEY

Université de Lausanne: Institut de Biologie animale et de Zoologie

Avec 4 figures dans le texte

SOMMAIRE

Introduction 586

Spéciation et évolution chromosomique. Les données du problème 587

Matériel étudié 589

Les chromosomes sexuels. Description et interprétation 593

Les mutations portant sur les chromosomes sexuels en tant que facteurs de spéciation par isolement reproductif . 598

Les systèmes polymorphes. Fusions/fissions et inversions péricentriques 600

Conclusions 605

Auteurs cités 606

INTRODUCTION

A une première étude d'ensemble englobant 105 spécimens (1964*b*), il est nécessaire, ce nombre étant actuellement de 213, d'apporter des compléments et certaines rectifications. L'accumulation des faits a été si rapide (MATTHEY, 1963*a* et *b*, 1964*a* et *b*, 1965*a* et *b*, 1966*a*, *b*, *d*) que leur exposé n'a pu éviter quelques erreurs, les unes m'étant pleinement imputables, d'autres étant de nature typographique, d'autres enfin dues à des informations géographiques erronées d'un correspondant africain. La plus importante, parmi celles de la première catégorie, concerne la forme de *Leggada* dénommée ssp_2 (1964*a*, pp. 173 et 181; 1964*b*, pp. 661, 662, 663) qui n'est pas différente cytologiquement des *Mus minutoides musculoides* à 34 chromosomes. Le nombre 2N = 32, avancé pour cette forme de Sterkfontein est donc à supprimer. Une *Leggada* de Boukoko a été tout d'abord rattachée à *Mus minutoides* ssp_1 (1964*a*, pp. 178, 179) dont j'avais décrit la formule chromosomique chez de nombreux exemplaires du Congo: après un nouvel examen, le Dr F. Petter estime qu'il s'agit plus probablement d'un *Mus setulosus* juv.

Relativement à l'information géographique, le texte original doit être rétabli (1964*a*, p. 182): « Deelfontein (zône semi-désertique du Karoo), localité située à 380 km de Kirkwood en direction nord-ouest », ce qui implique la suppression de l'erratum: « localité située à 20 km de Kirkwood en direction sud-est ». Cette correction sera reportée sur la carte de la page 664 (1964*b*).

Au point de vue typographique, une seconde épreuve que j'avais réclamée ne m'a pas été livrée (1965*b*, p. 166) ce qui ne m'a pas rendu possible de corriger une première évaluation évidemment erronée de la fréquence des homozygotes pour une inversion péricentrique chez *Mus minutoides minutoides*.

La révision précédente (1964*b*) était destinée, de par le caractère de la revue où elle fut publiée, à des lecteurs scientifiques non spécialisés en biologie, à plus forte raison en cytologie chromosomique. Elle comportait donc un cadre général d'explications introduisant le sujet. Cette nouvelle révision peut se passer de cet appareil didactique: l'exposé des idées directrices sera suivi d'un rappel des faits observés et des conclusions qui en découlent.

SPÉCIATION ET ÉVOLUTION CHROMOSOMIQUES. LES DONNEES DU PROBLÈME

1. Chez les Mammifères, unique objet de cet exposé, il existe de nombreux taxons où la spéciation ne s'est pas accompagnée de mutation chromosomiques décelables au microscope optique, délétions, translocations, inversions péricentriques, fusions/fissions. C'est ainsi que douze espèces de *Felidae* ont le même caryotype (2**N** = 38), deux seulement un nombre diploïde de 36. Les douze espèces de *Macacus* étudiées ont 42 chromosomes. Ceci nous prouve que les grandes mutations chromosomiques ne sont pas indispensables et que la spéciation repose ici sur la triade mutation-sélection-isolement, ce dernier essentiellement géographique, conformément à la conception classique de la spéciation allopatrique telle qu'elle a été développée par Mayr (1963).

2. La seconde situation est probablement plus fréquente: les différentes espèces d'un genre ont des caryotypes différents qui peuvent être classés en une série « robertsonienne »: le nombre fondamental (**N.F.** = nombre de bras principaux) est le même ou presque le même pour toutes les espèces et ces dernières sont caractérisées par n'importe quel nombre diploïde pair compris entre **N.F.** (tous les chromosomes acrocentriques) et $\frac{\mathbf{N.F.}}{2}$ (tous les chromosomes métacentriques). Cette situation schématique se présente précisément chez les *Leggada*. Lorsque le **N.F.** diffère légèrement en passant d'une espèce à une autre, ces fluctuations s'expliquent surtout par l'intervention d'inversions péricentriques dont j'ai démontré l'existence chez les *Leggada* (1964*a*) et les *Mastomys* (1966*c*) et dont l'importance apparaît prépondérante chez les *Peromyscus* (Hsu et Arrighi, 1966): un centromère primitivement médian passant en position terminale, le **N.F.** sera diminué de 2 si la mutation est à l'état homozygote.

3. La fusion (2**I**→1**V**) apparaît comme beaucoup plus fréquente que la fission (1**V**→2**I**), ce qui est conforme aux idées théoriques sur

le mécanisme du processus. Il s'ensuit que, dans une série robertsonienne, l'évolution chromosomique est d'autant plus avancée que le nombre de **V** est plus grand et le nombre diploïde plus petit.

La fréquence élevée de ces séries robertsoniennes pose le problème d'une relation causale éventuelle entre les processus de fusion/fission, d'une part, de la spéciation, d'autre part.

White (1959) admet une phase initiale de diversification des espèces, phase de polymorphisme chromosomique au cours de laquelle l'isolement aurait pu s'établir entre porteurs de formules chromosomiques différentes, en absence d'un avantage sélectif des hétérozygotes, condition généralement imposée au maintien d'un système polymorphe équilibré (Wallace, 1959). Je montrerai que c'est dans cet état historique de polymorphisme postulé par White que se trouvent actuellement de nombreuses populations de *Leggada* africaines qui nous offrent ainsi l'image d'un groupe en pleine crise de spéciation, alors que les autres genres de *Muridae*, cette dénomination étant prise dans son sens « européen » (*Muridae* = *Murinae*, *Cricetinae*, *Gerbillinae*, *Microtinae*, plus quelques sous-familles numériquement peu importantes), ont, selon les données dont nous disposons, actuellement dépassé ce stade primitif. Il parait cependant possible que les *Mastomys* (Matthey, 1966*c*) et les *Acomys* (Matthey, 1963*c*) se situent à un stade intermédiaire entre celui des *Leggada* et celui d'une spéciation achevée.

4. Cette hypothèse est corroborée par les difficultés que présente l'étude taxonomique des *Leggada*: si l'existence de trois groupes d'espèces, *minutoides*, *tenellus*, *bufo-triton* est généralement admise, la distinction des espèces et des sous-espèces est des plus malaisée. Petter (1963) a donné un excellent résumé de la situation: « Leurs caractéristiques sont si mal définies qu'il est difficile de reconnaître le nombre réel d'espèces que cache la pluralité des descriptions ». C'est là exactement ce que l'on peut attendre dans un ensemble en voie de spéciation: si l'on peut déceler un facteur d'isolement reproductif dont des mutations chromosomiques soient responsables, au sein d'une population polymorphe, et si cet isolement est relativement récent, les isolats auront encore des « pools » génétiques très semblables ne différant que par un nombre encore peu élevé de mutations géniques ne modifiant que faiblement le phénotype. Pelage, crâne et denture, soit les principaux carac-

tères utilisés en Taxonomie classique, pourront fort bien avoir échappé à l'impact de ces mutations.

La dénomination des *Leggada* étudiées posait donc un problème à mon collaborateur, le Dr F. Petter (Muséum national d'histoire naturelle, Paris), éminent spécialiste des Rongeurs d'Afrique. La solution adoptée provisoirement a été la suivante: l'attribution à l'un des trois groupes d'espèces ne présente pas de difficulté majeure. Si le sujet a été capturé dans la même région qu'une forme décrite et si ses caractères correspondent à la description, la probabilité que le dit sujet appartienne à cette forme semble assez élevée pour que le nom donné à celle-ci soit adopté.

Lorsque tel n'est pas le cas, le nom spécifique se rapportant au groupe d'espèce a été, dans mes travaux précédents, complété par les lettres *ssp* suivies d'un chiffre, par exemple, *Mus (Leggada) minutoides ssp.*$_3$ Il me semble préférable de remplacer *ssp* (sous-espèce) par *f.c.* (formule chromosomique), car le polymorphisme chromosomique régnant à l'intérieur de certaines sous-espèces démontre que des formules chromosomiques différentes se rencontrent chez des individus d'une même sous-espèce et ne peuvent donc servir à caractériser cette dernière. Il n'est donc pas exclu que le nombre de taxons soit finalement plus petit que celui suggéré par la numérotation utilisée.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Le tableau 1 donne les noms et les pays d'origine des 213 exemplaires étudiés. La carte de la figure 2 situe les localités aux environs desquelles les captures ont été faites.

Tableau 1.

Mus (Leggada) tenellus Th.	
Ghana	6 (4 ♂♂/ 2 ♀♀)
Mus (Leggada) minutoides indutus Th.	
South-Africa	12 (8 ♂♂/ 4 ♀♀)
Mus (Leggada) minutoides minutoides Smith	
South-Africa	23 (13 ♂♂/10 ♀♀)
Mus (Leggada) minutoides bellus Th.	
Tanzania	1 (1 ♂)

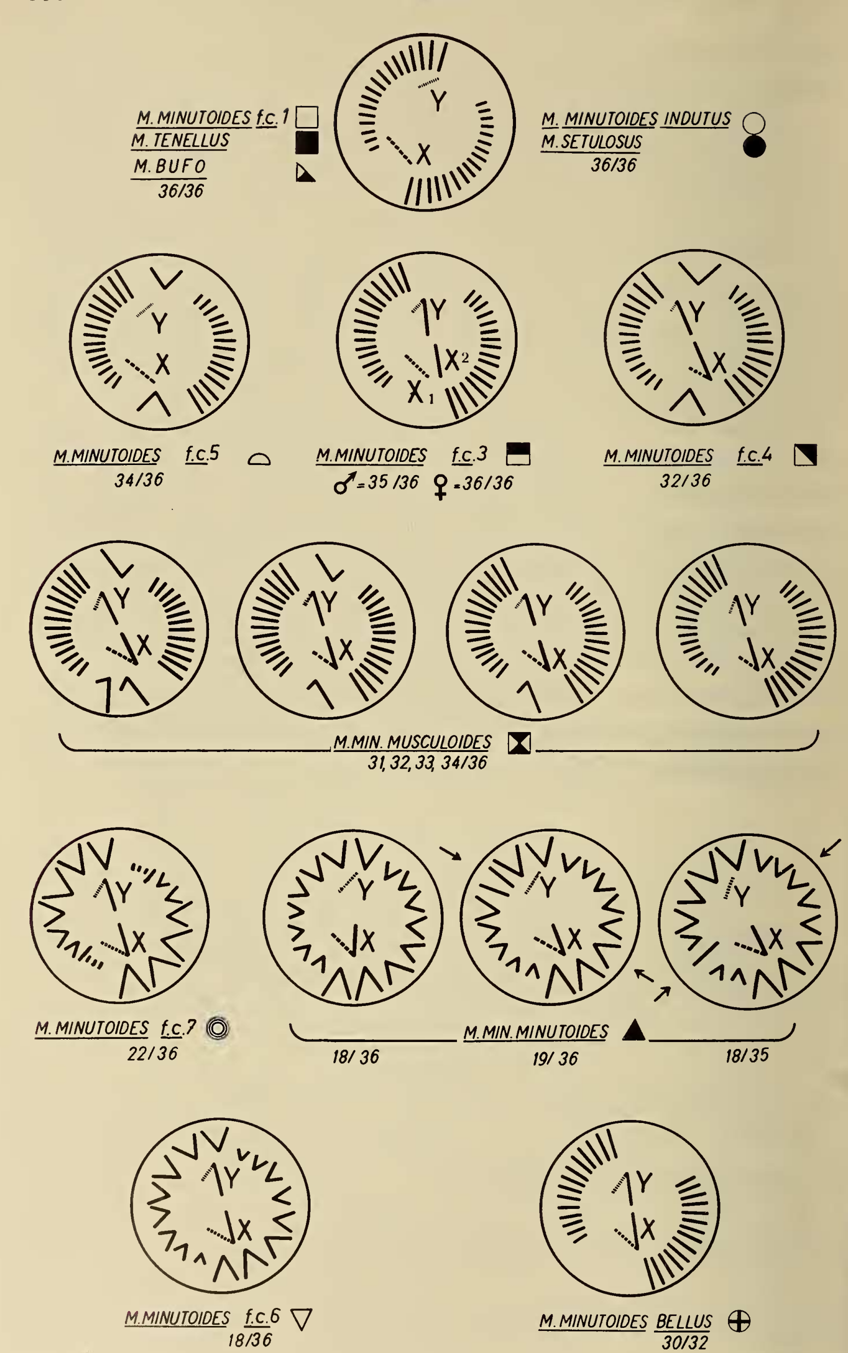
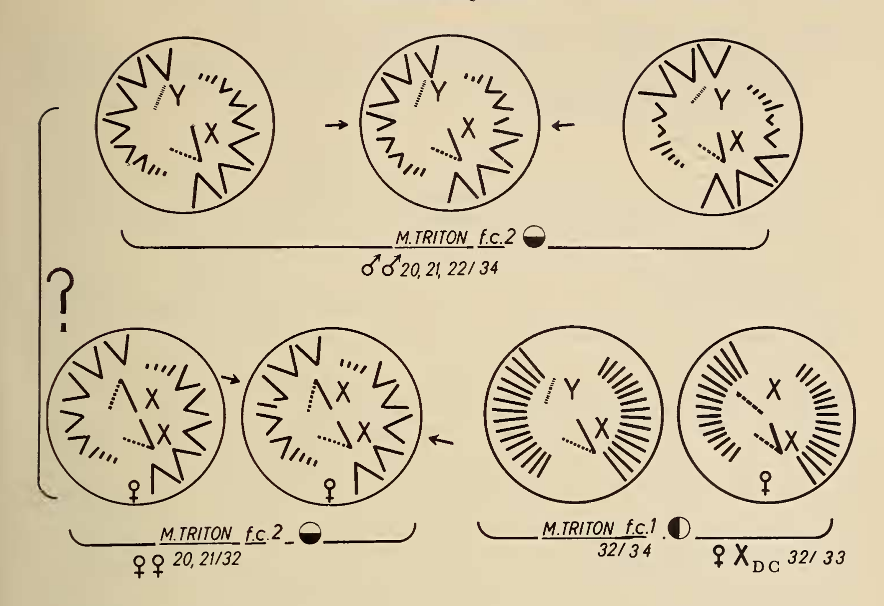


Fig. 1.

Schémas des divers caryotypes chez les *Leggada* du groupe *minutoides*. Les autosomes sont disposés en deux demi-couronnes, les homologues aux extrémités d'un même diamètre. Les chromosomes sexuels occupent une position centrale. Les noms sont suivis d'un signe conventionnel, reporté sur la carte de la fig. 2, et d'une fraction dont le numérateur est égal au nombre diploïde, le dénominateur au nombre fondamental (**N.F.**) de la femelle (2**X**). Les flèches désignent, chez les hétérozygotes, les composants autosomiques correspondant à une paire.



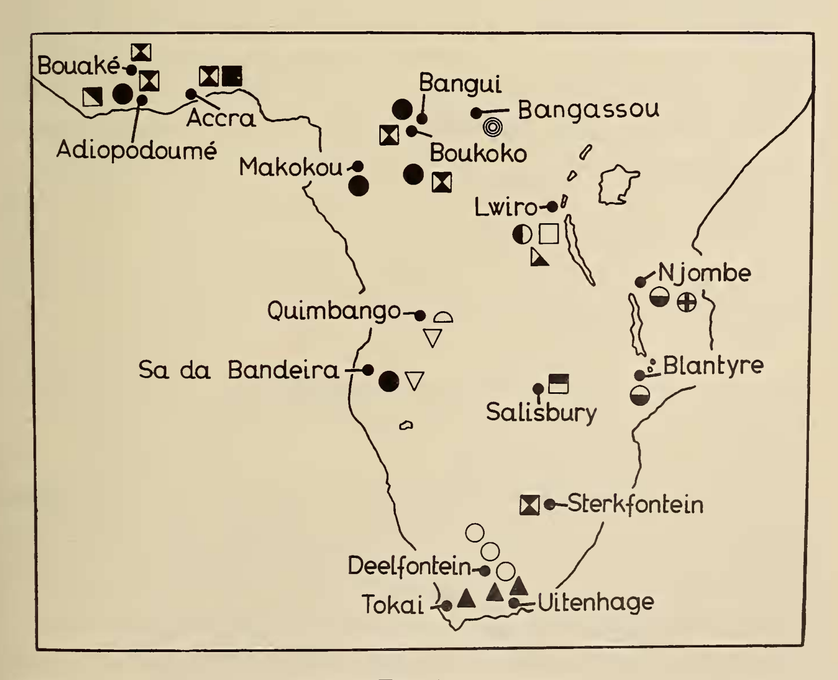


FIG. 2.

Schémas des divers caryotypes chez les *Leggada* du groupe *triton* et carte donnant la provenance des 213 sujets étudiés.

Mus (Leggada) minutoides musculoides Temm.	
Côte d'Ivoire	12 (7 ♂♂/ 5 ♀♀)
République centrafricaine	15 (8 ♂♂/ 7 ♀♀)
South-Africa (Sterkfontein)	1 (1 ♂)
Ghana	2 (2 ♀♀)
Total . . .	30 (16 ♂♂/14 ♀♀)
Mus (Leggada) minutoides f.c. 1	
République démocratique du Congo	39 (28 ♂♂/11 ♀♀)
Mus (Leggada) minutoides f.c. 3	
South-Rhodesia	19 (6 ♂♂/13 ♀♀)
Mus (Leggada) minutoides f.c. 4	
Côte d'Ivoire	1 (1 ♂)
Mus (Leggada) minutoides f.c. 5	
Angola	3 (2 ♂♂/ 1 ♀)
Mus (Leggada) f.c. 6	
Angola	5 (2 ♂♂/ 3 ♀♀)
Mus (Leggada) f.c. 7	
République centrafricaine	1 (1 ♂)
Mus (Leggada) setulosus Peters	
Côte d'Ivoire	11 (7 ♂♂/ 4 ♀♀)
République centrafricaine	10 (9 ♂♂/ 1 ♀)
Gabon	2 (2 ♂♂)
Total . . .	23 (18 ♂♂/ 5 ♀♀)
Mus (Leggada) triton Th. *f.c. 1*	
République démocratique du Congo	39 (18 ♂♂/21 ♀♀)
Mus (Leggada) triton Th. *f.c. 2*	
Tanzania	5 (3 ♂♂/ 2 ♀♀)
Malawi	1 (1 ♀)
Total . . .	6 (3 ♂♂/ 3 ♀♀)
Mus (Leggada) bufo Th.	
République démocratique du Congo	5 (4 ♂♂/ 1 ♀)
Total général . . .	213 (125 ♂♂/88 ♀♀)

Les figures 1 et 2 illustrent les divers caryotypes et le lecteur aura par la suite constamment à s'y reporter. Les chiffres des tableaux 1 et 2 montrent que, pour chaque station, je n'ai obtenu que très peu d'animaux, ce qui interdit toute conclusion précise d'ordre statistique: en particulier, la *sex-ratio* (125 ♂♂, 88 ♀♀) ne doit pas être considérée comme aberrante mais bien comme traduisant vraisemblablement une plus grande activité des mâles et

une existence plus cachée des femelles. Il est évident qu'il serait hautement désirable d'obtenir un matériel plus abondant.

LES CHROMOSOMES SEXUELS. DESCRIPTION ET INTERPRÉTATION

Je commencerai par signaler deux cas posant des problèmes dont la solution demeure en suspens.

1) Des trente *musculoides* étudiés (16 ♂♂, 14 ♀♀), provenant de diverses régions (cf. tableau 1), sept mâles et cinq femelles ont été capturés en Côte-d'Ivoire. D'entre ces femelles, trois, identiques à ce point de vue à celles originaires d'autres contrées de l'Afrique, possèdent les deux chromosomes **X** métacentriques caractéristiques de cette sous-espèce. Mais deux autres ne montrent qu'un seul **X** métacentrique, le second présentant une délétion de l'un des chromosomes sexuels qui transforme celui-ci en un submétacentrique (**I.C.** = ~ 0,26), l'un des bras ayant perdu les quatre septièmes de sa longueur normale (Matthey, 1966*f*). Il est curieux de constater cette délétion chez deux des cinq femelles de Côte-d'Ivoire, ce qui semble impliquer une fréquence assez élevée. Mais, si tel est le cas, on devrait s'attendre à rencontrer des femelles homozygotes pour cette délétion et des mâles où elle se manifesterait. Or, de telles rencontres n'ont pas été faites. Le nombre d'individus est trop faible pour qu'une conclusion puisse être tirée alors que le second cas, fondé sur un échantillon statistiquement significatif, va reposer le même problème.

2) Des environs de Lwiro (République démocratique du Congo), j'ai obtenu et étudié trente-neuf *triton f.c. 1* (18 ♂♂, 21 ♀♀) (Matthey, 1965*b*, 1966*b*). Les dix-huit mâles (**X-Y**) ont un **X** submétacentrique (**I.C.** = ~ 0,35) et onze femelles deux **X** du même type. Les dix autres femelles ne possèdent qu'un seul **X** « normal », le second présentant une délétion totale du bras court ($\mathbf{X}_{dc}$), ce qui le transforme en un acrocentrique de longueur égale à celle du bras long d'un **X** « normal ». Si l'analyse d'un premier échantillon (1965*b*) formé de cinq mâles **X-Y**, de trois femelles **X-X** et de quatre femelles $\mathbf{X}$-$\mathbf{X}_{dc}$ ne permettait pas d'exclure, encore que la probabilité d'un

tel système fût déjà faible, l'hypothèse d'une population constituée de femelles **X-X** (4/9), **X-X**$_{dc}$ (4/9), **X**$_{dc}$-**X**$_{dc}$ (1/9) et de mâles **X-Y** (2/3), **X**$_{dc}$-**Y** (1/3), l'absence dans l'échantillon actuel de femelles homozygotes **X**$_{dc}$-**X**$_{dc}$ et de mâles **X**$_{dc}$-**Y** est statistiquement largement garantie.

Mais ceci signifie que ces deux dernières combinaisons sont létales. Comment comprendre alors le maintien du chromosome **X**$_{dc}$ dans la population d'où il devrait disparaître en peu de générations ? Il semble assez certain que la mutation n'est pas apportée par un gamète mais doit être qualifiée de postzygotique. Cependant sa présence chez la moitié des femelles parle en faveur d'une base génétique actuellement incompréhensible.

Nous rencontrerons (cf. page 602) un problème analogue mais relatif cette fois à l'hétérozygotie d'une inversion péricentrique portant sur l'un des chromosomes d'une paire autosomique: le nombre d'exemplaires de *Mus minutoides minutoides* est ici de vingt-trois (13 ♂♂, 10 ♀♀). Six femelles sont dotées d'une paire hétéromorphe, la paire VI par ordre de longueur, comprenant un acrocentrique extrême et un métacentrique, tous deux de dimensions égales. Quatre femelles et les treize mâles montrent deux métacentriques comme constituants de ce couple.

L'échantillon, plus petit que le précédent, semble lui être comparable, la moitié des femelles étant porteuses de la mutation à l'état hétérozygote, la moitié des femelles et tous les mâles en étant exempts.

Abstraction faite des deux cas exposés ci-dessus, il existe quatre types de chromosomes sexuels chez les *Leggada.*

a) L'**X** et l'**Y** sont très semblables à ceux d'une Souris domestique: tous deux sont acrocentriques, l'**X** ayant une longueur égale ou légèrement supérieure à celle des plus longs autosomes acrocentriques, l'**Y** à celle des plus petits. A la métaphase I, l'**X** et l'**Y** ne sont pas unis par un chiasma.

b) L'**X** est métacentrique, l'**Y** submétacentrique. L'un des bras de chacun de ces chromosomes sexuels a une longueur approximativement égale à celle de l'**X** et de l'**Y** du premier type.

Les dimensions du second bras sont les mêmes pour l'**X** et l'**Y**. Et ce sont ces bras qui, à la métaphase I, sont unis par un chiasma typique.

c) L'**Y** étant submétacentrique comme dans le type *b*, il y a deux **X** acrocentriques, l'un semblable à l'**X** de type *a* ($\mathbf{X_1}$). Le second

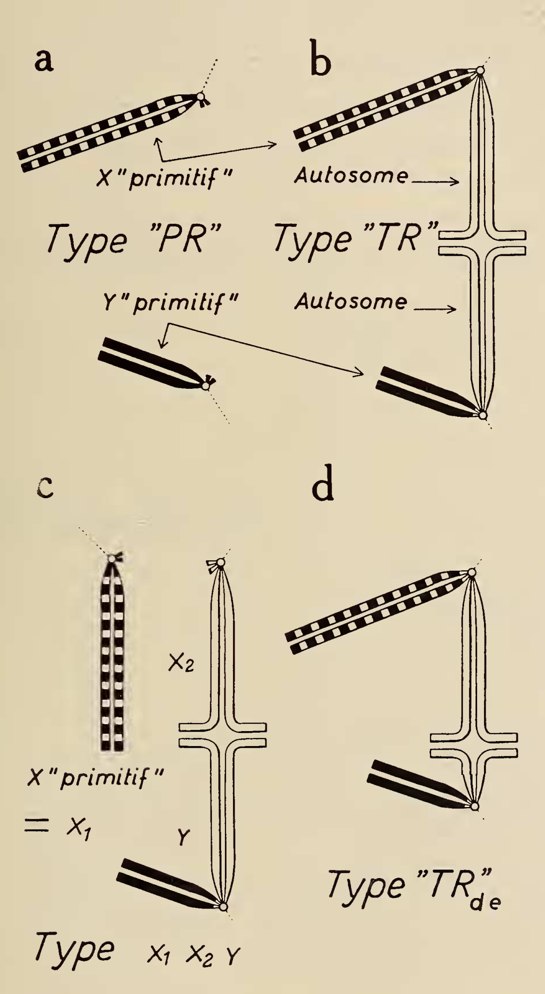


Fig. 3.

Schémas des types de chromosomes sexuels chez les *Leggada* au début de l'anaphase I. (D'après Matthey, 1964*b*, 1965*a*).

X ($\mathbf{X_2}$) s'unit à la métaphase I à l'**Y** par un chiasma et doit donc être homologué au bras de l'**X** qui, dans le type *b*, présente une liaison de même nature avec l'**Y**.

d) Les bras de l'**X** et de l'**Y**, unis à la métaphase I par un chiasma, sont de longueur différente, celui de l'**Y** étant très court.

Interprétation. — Dès 1958 j'ai formulé l'hypothèse que le type *b* dérivait du type *a* par translocation de l'**X** et de l'**Y** sur les chromosomes d'une paire autosomique, ceux-ci fournissant les segments nécessaires à la formation d'un chiasma. J'ai nommé le type primitif **PR** (fig. 3*a*), le type transloqué **TR** (fig. 3*b*). Cette hypothèse est amplement confirmée par les faits suivants:

1. Le **N.F.** de 36, caractéristique du groupe *minutoides* est le même (♀) que nous ayons affaire à des *Leggada* **PR** ou **TR**.

2. Chez les *Leggada* **TR**, l'**X** est beaucoup plus long que chez les **PR**, ce que montre le tableau 2.

Tableau 2.

	Longueur relative de l'**X**, la somme, longueur de **N** autosomes plus longueur d'un **X** (N*a*+X), étant égalée à 1.000
Type primitif (PR)	
M. minutoides f.c. 1	82,8
M. minutoides f.c. 5	87,9
M. minutoides indutus	83,8
M. setulosus	76,4
M. tenellus	84,2
Type transloqué (TR)	
M. minutoides f.c. 4	113,8 115,3 141,8. *M* = 123,6
M. minutoides f.c. 6	152,8 156,6 156,8 172. *M* = 159,5
M. minutoides f.c. 7	166,1
M. minutoides minutoides	151,3 176,6. *M* = 163,6
M. minutoides musculoides	154 174,2 177,7. *M* = 168,6
M. minutoides bellus	146,8
M. triton f.c. 1	130,4
M. triton f.c. 2	140 146 162. *M* = 149,3

Les mensurations, pour le type **PR**, sont comprises entre 76,4 et 87,9 la moyenne étant de 83. Pour le type **TR**, les mesures vont de 113,8 à 177,7 avec une moyenne de 151,9. On remarquera que, chez un même animal *(M. minutoides* f.c. *6)*, on obtient les valeurs extrêmes 152,8 et 172, ces écarts étant dus essentiellement à l'asynchronie qui existe entre la spiralisation de l'**X** à la métaphase (stade auquel les mesures sont prises) et celle des autosomes. Le rapport des

moyennes est de 151,9/83, soit 1,82 et ceci correspond bien à l'aspect de l'**X** (**TR**) dont les deux bras sont sensiblement égaux.

3. Une confirmation supplémentaire de l'hypothèse résulte de l'existence de la formule $\mathbf{X_1}$ $\mathbf{X_2}$/**Y** chez *M. minutoides f.c. 3* (fig. 3*c*). Nous sommes en présence d'un stade évolutif qui s'intercale tout naturellement entre ceux qu'illustre la figure 2*a* et *b*. La translocation d'un **Y** (**PR**) sur un autosome est réalisée alors que l'**X** (**PR**) et l'homologue de cet autosome sont encore indépendants. On conçoit que l'union de ces deux derniers éléments par une translation nouvelle sera facilitée par l'approximation des trois chromosomes au cours de la prophase méiotique.

4. Si la figure 3*d* pose un problème dont la solution est moins évidente, l'analyse du cas confirme encore notre hypothèse: dans les divisions diploïdes, l'**Y** est apparemment de type **PR**. Mais, à la métaphase I, il est uni à l'**X** (**TR**) par un chiasma révélant, chez cet **Y**, un bras court de nature autosomique. Il est donc logique d'admettre que le segment autosomique antérieurement transloqué a subi une délétion intéressant toute sa région moyenne (type **Y** ($\mathbf{TR}_{de}$). Qu'il en soit bien ainsi est confirmé par les observations suivantes: dans le groupe *minutoides*, le **N.F.** est de 36 dans les deux sexes, chez les trois formes à chromosomes sexuels **PR**, ce qui est également le cas pour *M. tenellus* et *M. setulosus* (fig. 1). Chez *M. minutoides minutoides*, à chromosome **Y** ($\mathbf{TR}_{de}$), le **N.F.** est apparemment abaissé à 35. Ce bras manquant est en réalité représenté par le bras court dont l'existence, dès la métaphase I, se révèle par sa contribution nécessairement autosomique à un chiasma l'unissant à l'**X**.

Dans le groupe *bufo-triton* où le **N.F.** est de 34 (♀), ce **N.F.** s'abaisse à 33 chez les mâles de *M. triton f.c.1* et *f.c.2* où un bras court capable de collaborer à l'établissement d'un chiasma se démasque à la métaphase I.

Qu'à la suite d'une délétion intercalaire un **Y** ($\mathbf{TR}_{de}$) reprenne l'aspect d'un **Y** (**PR**) dans les divisions diploïdes est une interprétation que confirme encore la comparaison entre *M. minutoides minutoides* d'Afrique du Sud et *M. minutoides f.c.6* d'Angola (Matthey, 1966*d*). Toutes deux ont la même formule: 2**N** = 18. Le **N.F.** de la femelle est (fig. 1). de 36 dans les deux formes, de 36 chez le mâle de *M. minutoides f.c.6*, de 35 chez le mâle de *M.*

minutoides minutoides. Ceci, parce que l'**Y** de la forme *f.c.6* est **TR**, celui de la forme sud-africaine $\mathbf{TR}_{de}$. Que cette dernière ait dérivé de la précédente par délétion intercalaire semble évident.

LES MUTATIONS PORTANT SUR LES CHROMOSOMES SEXUELS EN TANT QUE FACTEURS D'ISOLEMENT

L'examen de la carte de la figure 2 montre que dans toutes les stations dont j'ai obtenu plus que une ou deux *Leggada* (l'exception de Salisbury n'est qu'apparente car les 19 spécimens étudiés avaient été élevés en captivité à partir d'un couple unique), plusieurs formes appartenant au groupe *minutoides* sont sympatriques.

Nous trouvons en effet: Côte d'Ivoire — *M. minutoides f.c.4* et *M. minutoides musculoides*. République centrafricaine — *M. minutoides musculoides* et *M. minutoides f.c.7*. Angola. *M. minutoides f.c.5* et *M. minutoides f.c.6*. Afrique du Sud. *M. minutoides minutoides* et *M. minutoides indutus*. Cette coexistence peut naturellement s'expliquer par l'occupation d'une même région par deux espèces ou sous-espèces distinctes provenant de deux aires géographiques antérieurement disjointes. Les deux cas suivants me semblent susceptibles d'une autre interprétation.

1. J'ai reçu de la région de Kirkwood, localité située au nord de Uitenhage et à 40 km de cette ville, six exemplaires de *M. minutoides indutus* et sept de *M. minutoides*. La première de ces souris a la formule: 2**N** = 36, **N.F.** = 36, chromosomes sexuels **PR**; chez la seconde, nous trouvons: 2**N** = 18, **N.F.** = 36 (♀) et 35 (♂ **Y** ($\mathbf{TR}_{de}$). Or, la distinction de ces deux formes est très délicate selon les critères de la Taxonomie classique. Ce n'est qu'après une étude très minutieuse que le Dr Petter a découvert un caractère discriminatif généralement valable, soit le contour de la première molaire supérieure. On peut supposer que Kirkwood est le point de rencontre de deux espèces, *M. minutoides indutus* semblant s'avancer à partir de la zône semi-désertique du Karoo en direction ouest-est, *M. minutoides minutoides* procédant en direction sud-nord. A cette interprétation, j'ai proposé de substituer la suivante (1964*b*): « il existe une zône à laquelle appartient Kirkwood et où un système polymorphe est en voie de dislocation, donnant naissance à deux

formes dont la valeur est celles de *species in statu nascendi.* Voici les arguments que l'on peut avancer en faveur de cette hypothèse: (1) il existe une relation robertsonienne typique entre *M. minutoides minutoides* et *M. m. indutus* qui sont les homozygotes extrêmes d'un système 36/18. (2) Les chromosomes sexuels sont de type **PR** chez *M. indutus*, **TR** chez *M. minutoides minutoides.* Il est concevable que les croisements entre individus **PR** et **TR** soient stériles d'où résulte la scission sympatrique en deux groupes d'une communauté de reproduction ancienne. (3) L'existence d'hétérozygotes à 19 chromosomes chez *M. minutoides minutoides*, impliquant celle d'homozygotes à 20, serait une relique du système polymorphe antérieur qui, à un moment donné de son évolution, devait être constitué de sujets dotés de toutes les formules possibles de 18 à 36. (4) Les faibles différences morphologiques qui existent entre les deux formes semblent être une preuve que, après que l'interstérilité s'est établie, ne sont encore apparues que peu de mutations géniques dont l'effet phénotypique est très peu marqué. »

2. Plus démonstratif encore me semble le cas des *minutoides* provenant de l'Angola (fig. 1 et 2, Tableau 1): j'ai reçu de ce pays trois exemplaires (2♂♂, 1♀) de *M. minutoides f.c.5* et cinq spécimens (2♂♂, 3♀♀) de *M. minutoides f.c.6.* L'étude de ce matériel — évidemment restreint — n'a pas permis au D[r] Petter de trouver la moindre différence morphologique entre ces deux *Leggada* dont les formules chromosomiques n'ont pourtant qu'un seul point commun, le **N.F.** de 36. *M. minutoides f.c.5* possède 30 autosomes acrocentriques, deux grands autosomes métacentriques et des chromosomes sexuels **PR**. *M. minutoides f.c.6* a 16 autosomes métacentriques et des chromosomes sexuels **TR**. Des deux formes, cette dernière est chromosomiquement la plus évoluée puisqu'elle a accumulé le nombre maximum de fusions centriques théoriquement possible $(2\mathbf{N} = \frac{\mathbf{N.F.}}{2})$ alors que *M. minutoides f.c.5* ne présente que deux **V** issus d'une seule fusion centrique initiale et que ses chromosomes sexuels sont demeurés de type **PR**. En absence de tout caractère differenciel, ne devons-nous pas voir, ici encore, que, dans une population primitive, le passage de **PR** à **TR** a été la cause d'un isolement reproductif à la suite duquel les deux fractions de cette population ont chromosomiquement évolué de manières distinctes tout en

conservant des génotypes fondamentalement identiques mais que des mutations géniques vont peu à peu diversifier jusqu'au stade d'une spéciation complète?

Cette conception exige l'existence de ces systèmes polymorphes postulés par White (1959) comme un stade préliminaire à la spéciation, stade dans lequel nous trouvons l'explication des relations robertsoniennes entre les diverses espèces d'un genre. Or, ce sont précisément des systèmes de ce type que j'ai découvert chez les *Leggada.*

LES SYSTÈMES POLYMORPHES. FUSIONS/FISSIONS ET INVERSIONS PÉRICENTRIQUES

Les figures 1 et 2 illustrent les trois systèmes polymorphes découverts.

1. *M. minutoides musculoides* — Le tableau 3 donne la situation actuelle, le sujet à 22 chromosomes de Bangassou *(f.c. 7)* devant très probablement être rattaché à ce système.

Tableau 3.

Provenance	Nombre diploide				
	34	33	32	31	22
Côte d'Ivoire	7		5		
République centrafricaine					
Bangui, Boukoko	5	7	1	2	
Bangassou					1
Ghana	1		1		
Afrique du Sud, Sterkfontein	1				

Le **N.F.** de 36 est constant et rappelons que les détenteurs de formules chromosomiques différentes coexistent dans une même et petite population: c'est ainsi que onze individus capturés dans le jardin de l'Institut Pasteur de Bangui présentaient les nombres diploïdes de 34 (4 sujets), 33 (4 sujets), 32 (1 sujet) et 31 (2 sujets). Ces derniers, hétérozygotes, ne peuvent que résulter d'un croisement 32×30, ce dernier nombre n'ayant pas encore été observé. Nous

avons donc une aire très vaste (côte d'Ivoire, Ghana, République centrafricaine) où se manifeste un polymorphisme robertsonien absolument schématique, le nombre des autosomes métacentriques passant de 0 (2**N** = 34) à 1 (2**N** = 33), 2 (2**N** = 32) et 3 (2**N** = 31).

Comme nous connaissons des *Leggada (M. minutoides minutoides* et *M. minutoides f.c.6)* à 18 chromosomes métacentriques, cette formule impliquant la réalisation de toutes les fusions centriques théoriquement possibles, il est permis de se demander si le petit « échantillon » de 25 spécimens a démasqué toutes les combinaisons présentes dans la zône de distribution de *M. minutoides musculoides.* L'absence d'individus à 30 chromosomes dont l'existence ne saurait faire de doute est un début de réponse négative à cette question. Et voici qu'au début de 1966, une *Leggada* reçue de Bangassou (localité sise à 390 km à l'est de Bangui) et que le D[r] Petter considère comme une *musculoides* typique, vient ajouter une branche nouvelle à l'éventail robertsonien: le **N.F.** étant de 36 et les chromosomes sexuels **TR**, le nombre diploïde tombe à 22, en raison de la présence de 12 autosomes métacentriques (Matthey, 1966*e*).

Au sein de ce système, les fusions centriques aboutissent à la formation de chromosomes submétacentriques, soit à la réunion d'un grand et d'un petit autosome (Rapport Bras long/Bras court ou **BL/BC** voisin de 3,4. Indice centrométrique ou **I.C.** de 0,22 environ). Un individu de Côte d'Ivoire (fig. 1, *f.c.4*) possède deux grands autosomes métacentriques (**BL/BC** = 1,1. **I.C.** = 0,46) indiquant que des fusions centriques ont pu apparaître entre éléments de deux grandes paires d'autosomes acrocentriques, ce que nous avait déjà montré *M. minutoides f.c.5.* L'individu en question ne differant pas des autres *musculoides*, il est possible qu'il soit le représentant d'une seconde série polymorphe.

2. *M. minutoides minutoides* — Cette forme d'Afrique du Sud a, comme nous l'avons vu, 16 autosomes métacentriques, un **X** (**TR**) et un **Y** ($\mathbf{Tr}_{de}$). Parmi les 23 exemplaires examinés, 2 étaient hétérozygotes pour une fusion centrique survenue entre deux grands autosomes, de telle sorte que le métacentrique résultant à une longueur qui le situe à la suite des deux premières paires autosomiques (Matthey, 1964*a*). Cet individu doit être issu d'un croisement 18×20, cette dernière formule n'ayant pas été observée directement.

D'autre part, sur ces 23 *minutoides* (13 ♂♂, 10 ♀♀), 6 femelles présentent une inversion péricentrique à l'état hétérozygote, cette inversion intéressant la sixième paire, par ordre de longueur. L'analyse montre que la fréquence plus grande de cette inversion chez la femelle que chez le mâle est statistiquement quasi assurée sans qu'il soit possible de dénier son existence dans ce dernier sexe. Remarquons que la démonstration d'un tel type d'inversion, première observation de ce genre chez un Mammifère, abaisse le **N.F.** à 35 chez nos hétérozygotes et l'amènerait à 34 chez des homozygotes dont la présence au sein de la population étudiée n'a pas été constatée bien que logiquement certaine. Or, ce **N.F.** de 34 est caractéristique dans le groupe *bufo-triton.*

3. *M. triton* — La formule la plus primitive *(M. triton f.c.1)* a été mise en évidence chez les trente-neuf exemplaires de Lwiro (18 ♂♂, 21 ♀♀). Elle comporte 32 chromosomes, avec un **N.F.** de 34, les chromosomes **X** étant de type **TR.** Cette population semble donc assez homogène, abstraction faite du cas des femelles présentant une délétion totale du bras court de l'un des **X** ($\mathbf{X}_{dc}$) dont il a été question plus haut. Il n'est pas possible de conjecturer si, cette mutation devenue homozygote, elle pourrait être à l'origine d'une scission de la population en deux groupes isolés.

Avec *M. triton f.c.2*, nous avons affaire à un système polymorphe très compliqué et dont les six exemplaires étudiés ne permettent de présenter qu'un tableau certainement incomplet.

Les trois mâles ont, pour un **N.F.** de 34, des nombres diploïdes qui sont respectivement de 20, 21 et 22 (**X** (**TR**), **Y** ($\mathbf{TR}_{de}$). Les individus à 22 chromosomes ont dix autosomes métacentriques, ceux à 20 en ont douze et l'hétérozygote à 21 en possède onze, l'hétérozygotie portant sur la paire IV. Donc une série robertsonienne normale. Or, il se trouve que l'unique femelle de Blantyre, comme les deux femelles de Njombé, ne correspondent pas aux mâles dont elles diffèrent tout d'abord par un **N.F.** de 32, au lieu de 34.

La femelle de Blantyre montre, outre ses deux **X** métacentriques, 10 autosomes métacentriques et 8 acrocentriques. Le nombre 2**N** est donc de 20, alors que, chez les mâles ayant le même nombre de chromosomes, il y a 12 métacentriques et 6 acrocentriques. La comparaison des caryotypes autorise l'hypothèse d'une inversion péri-centrique portant sur les chromosomes de la paire VI. Exami-

nons en effet (Tableau 4) la longueur des constituants du caryotype chez un mâle *f.c.2* et chez cette femelle de Blantyre, tous deux ayant 20 chromosomes.

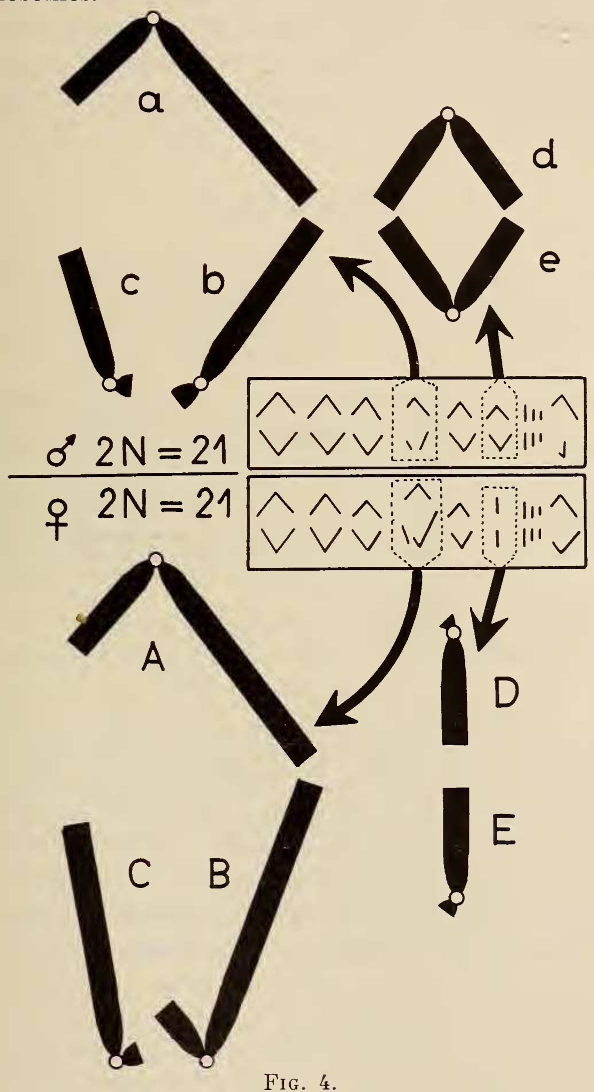


FIG. 4.

Comparaison des ♀♀ et des ♂♂ à 21 chromosomes chez *Mus (Leggada) triton f.c.2.* De part et d'autre d'une ligne horizontale, sont représentés les caryotypes schématiques. Les éléments correspondant aux paires IV et VI ont des dimensions différentes montrant que le matériel constituant l'un des bras des chromosomes **d** et **e** (♂) a été transloqué et réparti entre les chromosomes **C** et **B** (♀). (D'après MATTHEY, 1963*b*).

L'hypothèse est vraisemblable car la moyenne des deux métacentriques de la paire VI (♂) est égale aux 84/995 d'un génome $\mathbf{N}^a + \mathbf{X}$ alors que, pour la femelle de Blantyre, cette fraction est de 93/995. Compte tenu de l'inévitable imprécision des mesures, on peut considérer ces deux rapports comme égaux: la paire VI, acrocentrique chez la femelle, métacentrique chez le mâle, est formée de chromosomes ayant la même longueur.

Tableau 4.

♂ f.c.2 — 2N = 20			♀ f.c.2 (Blantyre) — 2N = 20		
	Paires				
767	I	159	Métacentriques	W152	716
	II	149		W128	
	III	142		W121	
	IV	135		W121	
	V	98		W101	
	VI	84		W 93	
88	VII	34	Acrocentriques	W 45	119
	VIII	28		W 38	
	IX	26		W 36	
	Chrom. X	140		160	
	$\Sigma\ \mathbf{N}^a + \mathbf{X} =$	995		$\Sigma\ \mathbf{N}^a + \mathbf{X} = 995$	

Les deux femelles de Njombé ont la même formule: 2**N** = 21. La figure 4 permet de comparer à ces femelles les mâles de provenance identique dont les nombres diploïdes respectifs sont 20, 21 et 22. Le caryotype du mâle à 21 chromosomes manifeste l'hétérozygotie de la paire IV et la métacentrie de la paire VI. Cette dernière est acrocentrique chez la femelle et la longueur des chromosomes qui la composent est la moitié de celle mesurée chez le mâle. Ce déficit, correspondant à un bras de chaque chromosome de la paire VI du mâle, est compensée par une augmentation de taille des deux acrocentriques représentant les homologues du métacentrique unique de la paire IV. J'ai montré (1963*b*) par des mesures répétées que chaque chromosome acrocentrique a reçu par translocation l'équivalent d'un bras des métacentriques de la paire VI du mâle. Cette double translocation, impossible à reconstituer dans le détail semble avoir exigé six ruptures au moins.

L'évidence de translocations répétées est manifeste si nous considérons, pour terminer cette revue, le cas de *M. bellus* dont j'ai étudié un mâle de Njombé: bien que les chromosomes sexuels **TR** soient les seuls métacentriques du caryotype, le **N.F.** est de 32 seulement, le nombre diploïde étant de 30. Par ces caractères, *M. bellus* apparaît très isolé dans le groupe *minutoides* auquel il est généralement attaché.

CONCLUSIONS

1. Les relations robertsoniennes entre espèces congénériques s'expliquent par la dislocation d'un système polymorphe ancien, selon la suggestion de White (1959).

2. Le mécanisme d'un isolement reproductif au sein d'un tel système apparaît, dans le cas des *Leggada*, lié à des mutations chromosomiques affectant les chromosomes sexuels. Sur 213 individus examinés, il n'en a pas été trouvé un seul qui puisse être considéré comme un hybride entre *Leggada* possédant des chromosomes sexuels de types différents (**PR** et **TR**).

3. Le stade de spéciation atteint actuellement par les *Leggada* semble correspondre à la fin de la phase de polymorphisme initial postulée par White. Des formules chromosomiques très différentes se rencontrent chez des *Leggada* qui, selon les critères de la Taxonomie, ne peuvent être distinguées. Ce fait s'explique par un isolement récent, le génotype de chacune des fractions isolées n'ayant encore subi que peu de mutations décelables phénotypiquement.

4. Il semble probable que la plupart des autres genres de *Muridae* ont dépassé ce stade dont l'analyse démontre que, dans certains cas tout au moins, une spéciation sympatrique peut se produire.

SUMMARY

In this general and critical review of his previous publications on the cytogenetics of *Mus* belonging to the sub-genus *Leggada*, the authors gives a full discussion of his hypothesis on sympatric speciation resting on reproductive isolation inside a population

through chromosomic mutations bearing on the sex-chromosomes. This idea rests upon the chromosomic analysis of 213 specimens.

ZUSAMMENFASSUNG

In dieser allgemeinen und kritischen Darstellung seiner eigenen Arbeiten über die Cytogenetik von *Mus* der Untergattung *Leggada*, diskutiert der Verfasser eingehend seine Hypothese betreffend der Möglichkeit einer sympatrischen Artentstehung in einer Population durch reproduktive Isolierung, welche durch Mutationen in den Sex-Chromosomen verursacht werden. 213 *Leggada* sind untersucht worden.

AUTEURS CITÉS

HSU, T. C. and F. E. ARRIGHI. 1966. *Chromosomal evolution in the genus Peromyscus (Cricetidae, Rodentia)*. Cytogenetics 5: 355-359.

MATTHEY, R. 1963*a*. *Polymorphisme chromosomique intraspécifique chez un Mammifère, Leggada minutoides Smith (Rodentia-Muridae)*. Rev. suisse Zool. 70: 173-190.

— 1963*b*. *Cytologie comparée et polymorphisme chromosomique chez des Mus africains appartenant aux groupes bufo-triton et minutoides (Mammalia-Rodentia)*. Cytogenetics 2: 290-322.

— 1963*c*. *Polymorphisme chromosomique intraspécifique et intra-individuel chez Acomys minous Bate (Mammalia-Rodentia-Muridae). Etude cytologique des hybrides Acomys minous ♂ Acomys cahirinus ♀. Le mécanisme des fusions centriques*. Chromosoma 14: 468-497.

— 1964*a*. *La signification des mutations chromosomiques dans les processus de spéciation. Etude cytogénétique du sous-genre Leggada Gray (Mammalia-Muridae)*. Arch. Biol. 75: 169-206.

— 1964*b*. *Evolution chromosomique et spéciation chez les Mus du sous-genre Leggada Gray 1837*. Experientia 20: 657-665.

— 1965*a*. *Un type nouveau de chromosomes sexuels multiples chez une Souris africaine du groupe Mus (Leggada) minutoides (Mammalia-Rodentia). Mâle: X_1 X_2/Y. Femelle: X_1 X_2/ X_1 X_2*. Chromosoma 16: 351-364.

— 1965*b*. *Cytogénétique des Mus africains du sous-genre Leggada. Etude de 35 exemplaires provenant de l'Afrique du Sud, de la Côte d'Ivoire et du Gabon*. Caryologia 18: 161-179,

Matthey, R. 1966*a*. *Présence dans une population congolaise de Mus (Leggada) triton Th. de femelles hétérozygotes pour une délétion caractérisée par la suppression du bras court de l'uu des chromosomes X métacentriques.* Zeitschr. Vererbungslehre 97: 361-369.

— 1966*b*. *Cytogénétique des Leggada* — 1) *La formule chromosomique de Mus (Leggada) bufo Th.* 2) *Nouvelles données sur la délétion portant sur le bras court d'un X chez Mus (Leggada) triton Th.* Experientia, sous presse.

— 1966*c*. *Une inversion péricentrique à l'origine d'un polymorphisme chromosomique non-robertsoninen dans une population de Mastomys (Rodentia-Murinae).* Chromosoma 18: 188-200.

— 1966*d*. *Cytologie comparée de Mus (Leggada) minutoides minutoides Smith d'Afrique du Sud et d'une forme voisine de l'Angola.* Genetica 37: 171-180

— 1966*e*. *Note sur un nouveau caryotype dans le système polymorphe de Mus (Leggada) minutoides musculoides Smith.* Rev. suisse Zool., 73: 579-584.

— 1966*f*. *Etude de deux femelles hétérozygotes pour une délétion partielle portant sur un bras du chromosome X chez Mus (Leggada) minutoides musculoides Temm.* Cytogenetics, sous presse.

Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution.* Harvard Univ. Press. Cambridge.

Petter, F. 1963. *Contribution à la connaissance des souris africaines.* Mammalia 27: 602-607.

Wallace, B. 1959. *The influence of genetic systems on the geographical distribution.* Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24: 193-204.

White, M. J. D. 1959. *Speciation in animals.* Austral. Journ. Sc. 22: 32-39.